第3卷 第1期　　昆 虫 学 报　　Vol. 37, No. 1
1994年2月　　ACTA ENTOMOLOGICA SINICA　　Feb., 1994

马尾松毛虫的光周期反应*

李兆麟　贾凤友
（中国林业科学院林业研究所，北京　100091）

侯无危　何　忠
（中国科学院动物研究所，北京　100080）

文志忠　温小遂
（江西省森林病虫害防治试验站，南昌　330006）

摘要　马尾松毛虫 *Dendrolimus punctatus* Walker 和油松毛虫 *Dendrolimus tabulaeformis* Tsai et Liu 都属于长日照型昆虫。它们的光周期反应却存在着明显的差异。马尾松毛虫初龄幼虫对光照时数虽然敏感，可是只有在整个幼虫期都处在短光照周期条件下才能维持幼虫的滞育。而且，幼虫的滞育强度明显较弱，解除滞育所要求的条件也不如油松毛虫严格。在较高温度条件下，幼虫的滞育更不稳定，一般仅表现为生长的短暂停滞和幼虫历期的相对延长。温度和光周期还可影响到幼虫的存活和性比。马尾松毛虫幼虫呈典型的浅滞育现象。正是由于这一特性，在环境条件的影响下，长江沿岸省份不同年份马尾松毛虫二、三代分化的比例才有较大的波动，这直接关系着当地的种群动态，也是当年当地高虫口区二代虫能否成灾的关键。

关键词　马尾松毛虫　光周期反应　浅滞育

松毛虫属长日照型昆虫。它们的临界光照周期值随纬度的不同按一定的规律变化。不同地理种群的松毛虫，当幼虫生活在短日照条件下，经一段时间，一般在4龄前后，即开始进入滞育状态。所以，不同地理种群松毛虫的光周期反应是当地松毛虫年发生世代的决定因子。

我国南方马尾松林的头号害虫——马尾松毛虫 *Dendrolimus punctatus* Walker 在其成灾的主要区域——长江沿岸，即北纬30° N 附近，存在的二、三代分化现象，直接影响着当地的种群数量变动，也是当地高虫口区当年二代虫能否成灾的关键。

为了使现代害虫综合管理的基础之一——昆虫光周期性的研究，在我国主要森林害虫的综合管理，尤其是在种群动态的测报中发挥作用，本文从光周期性的角度对马尾松毛虫二、三代分化的原因做了进一步探讨。

本项研究在北京完成。所用的方法、材料及食料，除试验虫种，并增加了试验组合外，其它与油松毛虫光周期性反应的试验方法相同（每个处理的虫数不少于50头，每试验处理设3个重复）（李兆麟等，1989）。

一、关于马尾松毛虫的临界光照周期值

30°N 附近松毛虫种群的临界光照周期值作者等已有过报道（李兆麟等，1991）。本项研究中用赣北地区的马尾松毛虫种群进行测定，三次试验结果，与以前报道基本一致，即30°N 地区的马尾松毛虫种群在28℃条件下，临界光照周期值为13小时30分左右。

本文于1991年5月收到。
* 国家自然科学基金资助项目。
参加工作的还有中科院动物研究所张丽英同志。工作中得到江西省上饶地区林业局的支持，特此致谢！

二、关于马尾松毛虫的滞育

1. 光周期反应中的感受虫期。

表 1　不同温度条件下松毛虫不同发育阶段幼虫感受短光周后的滞育率

项目 / 虫种	感受短光周期的幼虫虫龄	试验温度(℃)	滞育率(%)	
			30 天	40 天
马尾松毛虫	初龄	30	15.3	7.8
	3 龄前	30	25.3	16.1
	全幼虫期	30	59.8	41.2
	初龄	25	32.5	11.2
	3 龄前	25	83.2	27.4
	全幼虫期	25	94.5	92
油松毛虫	初龄	28	84.2	77.9
	初龄	26	87.7	82.9
	初龄	22	90.5	83

从表 1 中可以看到马尾松毛虫和油松毛虫 *Dendrolimus tabulaeformis* Tsai et Liu 在光周期反应中的明显差异。油松毛虫在初龄感受短光周期之后,再恢复长光周期条件,对其最终的滞育率影响不大。而且已进入滞育状态的幼虫,如得不到解除滞育的条件,一定时期的低温处理,即使在 28℃, 长光照周期条件下,拖至 9 个月也难于恢复正常的生长发育，最后还是以死亡告终(贾凤友等，1990)。而马尾松毛虫，即使在较低温度(26℃)条件下，仅初龄幼虫感受短光照周期，它们的滞育率也较低。经过一段生长停滞或延缓后,一部分又可继续正常生长和发育。所以,表 1 的对比说明，马尾松毛虫只有在其整个幼虫期都处在短光照周期条件下,才能维持它的滞育状态。

表 2　马尾松毛虫初龄幼虫感受不同光照周期后幼虫的平均历期

初龄幼虫感受的光照周期 (L:D)	幼虫的平均历期(天)		
	4 龄	5 龄	6 龄
11:13	9.14	6.75	8.54
12:12	8.17	5.31	11.44
13:11	7.2	4.62	9.22
14:10	6.12	9.59	6.47
15:9	5.97	5.18	11.04

据国内文献报道,马尾松毛虫第二代幼虫的历期,在自然条件下，4 龄 5—7 天，5 龄 5—8 天,6 龄7—8天在 28℃ 恒温条件下,4龄 5 天，5 龄 5 天，6 龄 7 天。表 2 是 27℃ 恒温条件下，马尾松毛虫初龄幼虫感受不同光照周期条件后，4、5 和 6 龄幼虫的历期。除 L:D = 15:9 因个别结茧过迟影响 6 龄幼虫的历期外,仅 L:D = 14:10 的 5 龄幼虫出现异常。其它各龄幼虫历期与初龄幼虫感受到的光照周期明显相关，且绝大部分的历期在感受短光照周期后都明显地拖长了。 这一现象进一步说明初龄幼虫感受短光照周期后，

它所产生的滞育效应虽不够稳定，但是能使以后的生长出现明显的停滞或延缓。也同时说明了初龄幼虫仍然是接受短光照周期信号的主要虫期。

2. 温度对光照周期反应的影响

从表 1 中还可看到，在生长温度范围内，只要初龄幼虫感受到了短光照周期，即使温度差到 6℃(28—22℃)，对油松毛虫幼虫的滞育率也无明显影响。而马尾松毛虫即使全部幼虫期均处于短光照周期条件下，25℃ 与 30℃ 的滞育率也相差悬殊。

表 3 中 3012 和 2512 两组试验进一步肯定了这一现象。说明即使考虑到了不同温度条件下，马尾松毛虫生长发育所需的积温，在理论历期内，它们幼虫的滞育率仍相差悬殊，结茧率也有明显不同。且它们的结茧率以及在理论历期内的结茧数占总茧数的比例都是所有处理中最低的，其中，2512 组不仅结茧率只有 10% 左右，且没有 1 头是在理论历期内结茧的。将 30℃ 与 25℃ 两大组相比，说明在较高温度条件下，马尾松毛虫幼虫的滞育强度明显减弱，在经过短暂的停滞或延缓后，仍可继续生长发育，而在较低温度条件下，光照周期反应中的温度影响明显减弱。马尾松毛虫光照周期反应中的这一温度效应有着直接的生态意义。

表 3 不同温度条件下，不同发育阶段的马尾松毛虫幼虫感受不同光照周期的生长发育情况

试验编号*	起始虫数(头)	幼虫					茧蛹		
		理论历期(天)	试验历期(天)	理论历期内存活(%)	理论历期内滞育(%)	≥VI龄幼虫占存活虫%	结茧率(%)	理论历期内结茧占茧总数%	♀:♂
3015	156	35	34.5	81.4	7.1	94.5	78.7	84	0.87:1
3012	154	35	51.5	65.6	44.6	54.5	36.6	13.5	0.33:1
3012—II 3015	156	35	34.9	41.7	6.2	93.9	89.2	81	0.7 :1
3012—III 3015	236	35	38.9	54.7	16.3	94.2	82.5	21.2	0.9 :1
2515	169	45	44.6	23.1	2.6	97.4	87.2	58.8	0.68:1
2512	175	45	64.8	68.6	87.5	16.7	10.8	0	0.33:1
2512—II 2515	172	45	42.9	85.5	48	95.2	87.8	75.2	1:1
2512—III 2515	204	45	47.6	58.8	26.7	86.7	76.7	41.3	0.76:1

* 编号中的四位阿拉伯数字，前二位表示温度，后二位表示光照时数；罗马数字表示龄期；中间的短横表示光照周期的转换。如 3012—II3015，表示初龄时处在 30℃，L:D = 12:12 条件下，II 龄后转至 30℃，L:D = 15:9条件下，余类推。

3. 光照周期、温度与马尾松毛虫幼虫的发育历期。

根据国内过去的报道和作者等的试验，马尾松毛虫第二代幼虫期所需的总积温为 1000—1100 日度左右。表 3 是根据总积温的要求，将 25℃ 和 30℃ 温度条件下马尾松毛虫幼虫发育历期分别计算，不同发育阶段的幼虫感受不同光照周期的试验结果。图 I 是不同处理不同日期的结茧率及结茧历期，从中可以看出：

除 3012 和 2512 两组，从其它各组进入 6 龄的幼虫数以及结茧率看，说明它们大多数均可完成世代发育，但是它们幼虫的平均历期以及在理论历期内结茧占总茧数的百分率却差异明显，且与感受短光照周期信号的历期明显相关。如 3015 和 2515 两组，它们幼虫的平均历期与理论历期基本相同，分别为 34.5 和 44.6 天。而 3012—II 3015 和 3012—

III3015 两组，它们 6 龄虫的比率和结茧率虽然相差不大，但它们幼虫的平均历期则分别为 34.9 和 38.9 天；理论历期内的结茧率更分别为 81% 和 21.2%。其它各组情况相同，说明感受了不同时间短光照周期的各组幼虫历期均分别长于理论历期，且增加的多少与其感受短光照周期时间的长短相关。在理论历期内的结茧率也显示了同样的结果。这在图 1 中看得更加清楚。

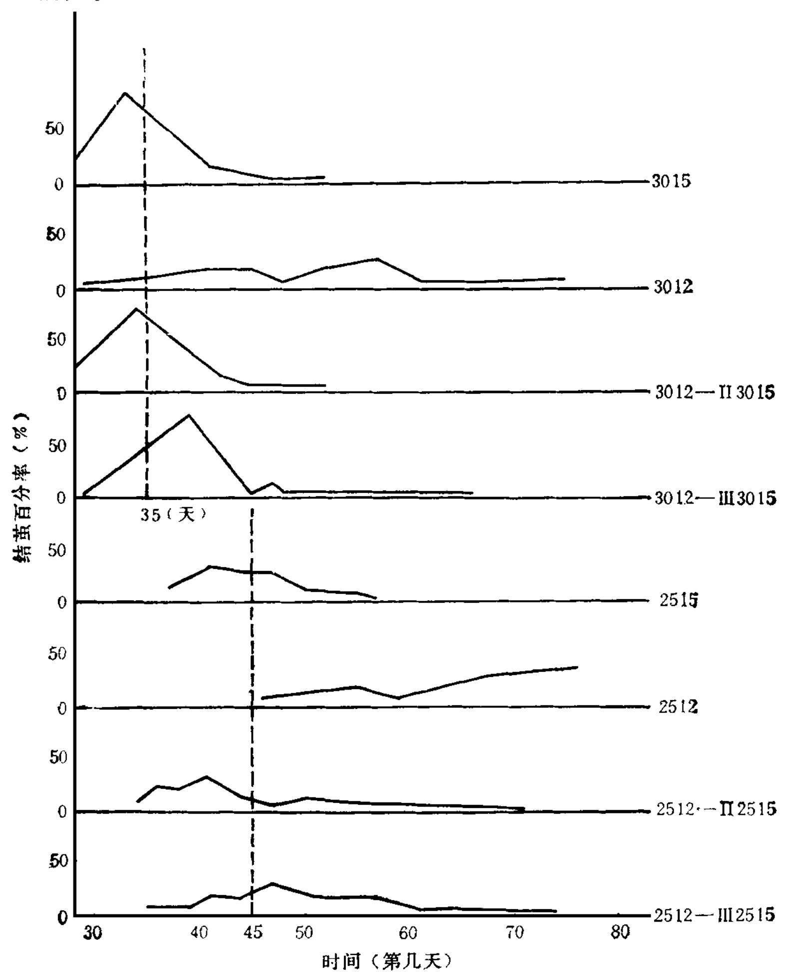


图 1 不同温度，不同光照周期条件下马尾松毛虫不同日期的结茧率及结茧历期(图中试验编号同表 3)
----马尾松毛虫幼虫的理论发育历期

雌性比的变化是种群动态的重要指标之一。本项工作中 3012 和 2512 两组雌性比都是最低的，但由于这两组结茧数量较少，在本项工作中只能说是见到了这样的趋势。光周期、温度与性比和蛹重的关系还有待进一步试验和澄清。

4. 光周期、温度与马尾松毛虫幼龄幼虫的存活

表 4 是饲养于不同温度和不同光周期条件下马尾松毛虫第二代幼虫前三龄死亡率的双因素方差分析。当 $F = 0.01$ 时，光周期对幼龄幼虫死亡率的作用不明显，而温度，特别是温度与光周期的交互作用却极显著。这一现象说明，第二代马尾松毛虫发生于当地

的高温季节，因而其幼虫的生长发育有一定的温度要求，加之，此时自然界的日照时数已届其光周期反应的临界值左右，如遇低温，则幼龄幼虫的死亡率会大大增加。所以，温度不仅影响到马尾松毛虫幼虫不同虫期对光周期信号的反应，还直接关系着幼龄幼虫的存活。

表 4　不同温度、不同光照条件下，马尾松毛虫前 3 龄幼虫死亡率的方差分析

温度(℃)	光照时数(h) \ 重复	I	II	III	ΣX	
30	15	8.8	15.1	14.8	38.7	141.6
	12	28.1	38.0	36.8	102.9	
25	15	82.5	72.6	63.9	219	303.1
	12	27.3	25.0	31.8	84.1	
ΣX		146.7	150.7	147.3	444.7	444.7

	自由度	新差平方和	均方	均方比	F　值
重复	2	2.3275	1.16375	0.02	a=0.05
光照周期	1	416.54	416.54	8.97*	5.99
温度	1	2173.52	2173.52	46.8**	a=0.01
光周×温度	1	3303.4	3303.4	71.18***	13.7
误差	6	278.46	46.41		

一般马尾松毛虫大发生后，种群数量会突然下降，其原因至今尚无统一解释。在马尾松毛虫大发生后，由于食料短缺，使后代的生命力下降，历期也拖得较长。在南方，8 月中、下旬以后，一般气温会明显下降，光照周期、温度对马尾松毛虫幼龄幼虫存活的影响，此时将有所显示，这一影响还会因营养条件而强化。结合前述雌性比的降低，光、温、营养的综合效应与大发生后种群突然下降的关系，是一值得注意，引人兴趣和需要深入研究的现象。

Müller(1965) 在昆虫蛰伏的划分中列出了浅滞育 Oligopause 一类。虽然，对这一名词的定义及其类群范畴尚有异议，但就马尾松毛虫光照周期反应中滞育的表现，与油松毛虫相比，浅滞育一词恰好表达了马尾松毛虫的滞育现象。

三、讨论

1. Beck(1980) 曾总结出北方昆虫种群的滞育强度一般大于南方的种群。Tauber (1986) 也指出温度能影响温带昆虫的光照周期反应。马尾松毛虫属长日照型昆虫。有着明显的光照周期反应。在 30°N 附近的种群，28℃ 时，它的临界光照周期值为 13 小时 30 分左右。但由于它们处于低纬度地区，所以滞育强度明显地弱于北方的油松毛虫。马尾松毛虫的幼虫在初龄感受短光照周期信号后，需继续处于短光照周期条件下，才能巩固它滞育的生理效应，一旦恢复长光照周期条件或是在较高温度条件下，滞育仅表现为生长

的短暂停滞和幼虫历期的相对延长。马尾松毛虫幼虫解除滞育所要求的条件也远不如油松毛虫严格。在光照周期反应中具显著的浅滞育特性。正是由于这一特性，虽然 8 月中旬以后，自然界光照时数已在马尾松毛虫临界光照周期值以下，如遇高温年份，三代虫的分化率仍会明显偏高，在高虫口区，造成当年二代虫成灾的情况。

2. 多化性昆虫每一世代出现的时期，除受当代气象条件影响外，还受全年，特别是上代发生期内环境条件所左右。30° N 地区马尾松毛虫第二代出现的时间，由于每年大气候的波动以及上代活动早晚的影响，使其出现日期有着一定的变幅。一般第二代幼虫出现于 8 月上旬，此时正值这一地区的高温季节，同时自然界的日照时数也正处于当地种群的临界光照周期值左右，换句话说，马尾松毛虫第二代幼虫出现时间的早晚，其孵化期恰恰摆动于临界光照周期值附近，再加上温度对光照周期反应的影响，如此长期的演化适应，动摇了初龄幼虫接受短光照周期信号并随之改变其生理功能的遗传稳定性。前面所述，关于马尾松毛虫感受短光照周期信号的虫期、滞育强度、滞育的解除，以及温度对光照周期反应的影响等等，总之，马尾松毛虫幼虫所呈现的浅滞育特性，都可以归结为这一适应的结果。

3. 根据松毛虫不同种群的临界光照周期值，以及不同纬度地区不同时期的日出和日落，当地马尾松毛虫第二代幼虫出现时的日照时数，作者等(1991)曾用临界分化日为指标，验证过四川永川地区和安徽金寺山林场松毛虫二、三代分化的情况。并根据温度对临界光照周期值的影响，初步得出，温度每波动 1℃，临界分化日要变动 5 日左右。就浅滞育而论，温度对它的效应已不限于对临界光照周期值的影响。所以，深入进行有关浅滞育特性及其温度效应的研究，将会进一步完善对马尾松毛虫二、三代分化的预测。这不仅是对昆虫光周期性研究内容的充实，也是松毛虫种群动态测报上必要的基础数据之一。

参 考 文 献

刘友樵等 1957 湖南省马尾松毛虫生物学特性的初步观察。昆虫学报 **7**(1):21—51。
彭建文 1958 湖南松毛虫研究初步报告。林业科学 **3**:183—212。
肖刚柔等 1964 马尾松毛虫发生动态的研究。林业科学 **9**(3):201—220。
侯陶谦 1987 中国松毛虫。311 页。科学出版社。
李兆麟、贾凤友 1989 油松毛虫光照周期反应。昆虫学报 **32**(4):410—7。
周国法、李兆麟、贾凤友 1989 油松毛虫光照周期反应 III——临界光周值数学模型的探讨。林业科学研究 **2**(6):582—6。
李兆麟、贾凤友 1990 关于昆虫的蛰伏。林业科技通讯 **5**:32—3。
贾凤友、李兆麟 1990 影响北京地区油松毛虫世代分化的因素。林业科学研究 **3**(1):76—80。
贾凤友 1990 不同地理种群松毛虫的光照周期反应。中国林业科学研究。**6**(1):52—7。
李兆麟、贾凤友 1991 温度和营养对松毛虫临界光周的影响。昆虫学报 **34**(2):178—83。
李兆麟、贾凤友 1991 松毛虫光照周期反应 IV—二、三代分化的研究。林业科学研究 **4**(4):409—13。
贾凤友、李兆麟 1991 松毛虫光周滞育的研究。林业科学研究 **4**(1):69—71。
Beck, S. D. 1980 Insect Photoperiodism. 2nd edition *Academic Press*. pp. 360.
Danilevskii, A. S. 1961 Photoperiodism and seasonal development of insect. (English edition 1965). Oliver and Boyd Ltd. pp. 283.
Tauber, M. J et al. 1986 Seasonal adaptation of Insect Oxford *Univ. Press*. 310.

PHOTOPERIODICAL REACTION OF THE PINE CATERPILLAR *DENDROLIMUS PUNCTATUS* (WALKER)

LI ZHAO-LIN　JIA FENG-YOU
(*Institute of Forest, Chinese Academy of Forest, Beijing* 100091)

HOU WU-WEI　HE ZHONG
(*Institute of Zoology, Academia Sinica, Beijing* 100080)

WEN ZHI-ZHONG　WEN XIAO-SUI
(*Forest protection station, Province Jiangxi, Nanchang* 330006)

Dendrolimus punctatus walker, just like *D. tabulaeformis*, belongs to long-day type insect. The photoperiodic variation is the most important factor to determine the number of generations per year. The larvae of *D. punctatus* show typical oligopause, its diapause could be easily terminated in less strict conditions, especially in higher temperature. The results of our experiment also demonstrate that the larvae of *D. punctatus* the sensitive reaction to the duration of daylight received in the first instar. When larvae in early stadia were reared in the short-day condition, their growth and development usually show both temporary delay in the later instar and relative prolongation of whole larval stage. The larvae can only maintain their diapause in condition that the whole larval stage is under short-day photoperiod and optimal lower temperature.

The oligopause type plays a key role in the differentiation of the life cycle in early autumn. The number of generations, especially the ratio between the second and third generations varies with the weather each year near 30°N region in China. Obviously, the fluctuation of ratio affects the population dynamics next year and the higher ratio of third generation will cause more serious damage in forests with abundant pests.

Key words　*Dendrolimus punctatus*——photoperiodic reaction——oligopause